中華農業研究 27(3)：199～212 (1978).

高蛋白水稻之育種研究

2. 粳稻早晚熟品系間雜交後代之米粒蛋白質含量、抽穗期及其他性狀之遺傳[1]

郭益全　　謝順景[2]

摘要：爲探討早熟 E 基因與米粒蛋白質含量之關係，乃利用攜有不同來源之早熟基因的 isogenic 系統爲材料，進行早晚熟稻間之雜交，以究明各雜交後代集團之米粒蛋白質含量等性狀之遺傳與變異及各性狀彼此間之相關關係等。茲將主要試驗結果摘要如下：早熟親本 (BB-11-5-8-6, BI-1-4-11 及 BI-14-4-2-6) 之米粒蛋白質含量爲 9.6%，較晚熟親本 (40-20-5-6) 之 7.8% 約高 1.8%。 F_2 集團蛋白質之平均含量或與低蛋白親本相近或低於兩親之中間值，表示蛋白質含量低者對高者似爲顯性或部份顯性。早晚熟稻間雜交組合之 F_2 世代分離成 3 早熟性：1 晚熟性之比例，表示抽穗期受 1 對主效基因所控制。而由超越分離現象知抽穗期可能尙受微效基因之修飾。F_2 世代早熟性與蛋白質含量呈負相關，表示早熟植株之米粒蛋白質含量較晚熟者爲高。一般而言，各性狀之遺傳相關值遠較環境相關值爲大；而表現型相關值則介於兩者之間。米粒蛋白質含量與各性狀間之相關值均爲負值，與穗重之負相關則達極顯著之水準，餘者之顯著性概因組合之不同而異。估得米粒蛋白質含量之遺傳率介於 0.31～0.56 之間，控制米粒蛋白質含量之有效基因對數爲 1～2 對。綜合本試驗結果，推論控制米粒蛋白質含量之因子與早熟 E 基因之間有連鎖關係，故認爲由早晚熟稻間之雜交集團應可選獲高蛋白質含量之早熟豐產的理想因子型。

水稻是世界上最主要的穀類作物之一，而爲亞洲及其他米食地區人民之重要植物蛋白質來源[7,18,20]。稻米之蛋白質含量概介於 5～17%之間，一般則爲 7%左右[16,18,20,26,35]。經學者之研究知：與其他較重要之禾穀作物小麥、玉米、高粱及大麥等相比較，則，水稻雖有較高的離胺酸 (lysine) 含量，但米粒蛋白質之百分比却比較低[2,11,18,19,20,21,30,31,38]。基於米粒有較優品質的蛋白質[1,10,19]及稻米蛋白質含量雖深受環境之影響[9,15,16]，但可經雜交育種[7]及誘變育種[23,34,35]而改良之事實，高蛋白水稻品種之育成遂引起當前水稻育種家廣泛之注意。

臺灣近年來由於決策領導單位之大力推動暨水稻育種學者之奮力不懈，臺灣稻米每年均卜豐收。尤有進者，主管當局爲提高本省土地之利用率，以增加複種指數，政府更極力提倡裡作栽培，而配合此種裡作栽培之須要，則豐產之早熟稻亟待育成。鑒此，國立中興大學蔡國海博士即曾以回交法育成各種以臺中 65 號爲遺傳背景之早熟 isogenic 系統。惟現階段之努力方向概偏重於量之增加，而未兼顧及營養價值，即米粒蛋白質含量之提高。

而學者們之研究雖顯示，早熟水稻品種之蛋白質含量一般有較高之傾向[12,14,24,35,36,40]，但進一步的遺傳行爲則鮮有研究報告。爲探討此等問題，乃利用早晚熟稻 isogenic 系統間之雜交 F_2 集團

---

1. 臺灣省農業試驗所　研究報告　第 840 號。本研究爲國科會輔助計畫「臺灣主要糧食作物蛋白質改良之研究」(NSC-64B-0409-04-06) 之一部分。
2. 本所農藝系技佐、技正兼系主任。

爲材料，進行各組合之米粒蛋白質含量，抽穗期及其他與產量有關諸性狀之遺傳研究，藉供良質豐產早熟稻品種育種工作進行之參考。

材 料 與 方 法

本研究之供試水稻材料，係國立中興大學農藝學系蔡國海博士以臺中 65 號爲輪廻親本，藉連續回交法以引入各種不同來源之早熟因子所育成的各種早晚熟水稻品系，其特性暨來源如表 1。

表 1. 參試之水稻

Table 1. Experimental materials used

品 系 Strains	雜交親本 Cross parents	來 源 Source	生育期間(天) Growth duration (days)	基 因 Genes for heading date	備 註 Note
4-58-3	T65×$A4_7$	Dr. K. H. Tsai (Chung-Hsing University)	117	m^a	A36-10 : T65×Ttg • $A4_1$: T65×T36-10
40-20-5-6	T65×A24	Dr. K. H. Tsai (Chung-Hsing University)	118	m^b	$A3_7$: T65× (T65×Ttg) BC_7 • $A4_7$: $A3_7$× ($A3_7$×$A4_1$) BC_6
BB-11-5-8-6	$B96_{71}$×$B96_{151}$	Dr. K. H. Tsai (Chung-Hsing University)	107	$E^{b(1)}$-$E^{b(2)}$	$B96_{71}$:T65×(T65×Bozu) BC_7 $B96_{151}$: T65× (T65×Bozu) BC_{15}
BI-1-4-11	$B96_{71}$×$I190_{51}$ (F_4)	Dr. K. H. Tsai (Chung-Hsing University)	109	$E^{b(1)}$-$E^{ix(1)}$	I190 : X-ray induced early line of T65 $I190_{51}$: T65× (T65×190) BC_5
BI-14-4-2-6	$B96_{71}$×$I190_{51}$ (F_5)	Dr. K. H. Tsai (Chung-Hsing University)	107	$E^{b(1)}$-$E^{ix(1)}$	

本試驗在臺中市國立中興大學農藝學系試驗農場進行。親本暨 F_2 之種子於 1975 年 2 月 7 日播種， 3 月 10 日插秧。單本植。於稻株生育期中，僅進行每一單株抽穗期之調查，其他調查工作則均俟成熟收獲時行之。收獲調查時注意去邊行及分株收獲調查。調查項目計有抽穗期、株高、穗數、穗長、穗重、結實率及 1,000 粒重等性狀、蛋白質含量之分析定量則應用 Udy 氏之 DBC (Dye-Binding-Capacity) 法，並依反應時溶液之溫度作適當的讀數矯正，而米粒蛋白質含量之百分比則以樣品含水量爲零時來表示。

試 驗 結 果

一、早晚熟稻雜交組合抽穗期之遺傳

今將諸親本及各組合 F_2 之抽穗期變異列於表 2。由表 2 可知 F_2 抽穗期之變異非常大，所有雜交組合均有多數較早熟親本更早的個體出現。如在 4-58-3×BI-1-4-11 組合中，有較早熟親本更早 20 天的植株出現；在 4-58-3×BI-14-4-2-6 組合，則出現比早熟親本更早 16 天的植株；又在 40-20-5-6×BI-1-4-11 之組合中，出現較早熟親本早 19 天抽穗之個體；而 4-58-3×BB-11-5-8-6 組合則除向負方向變異外，尙有向正方向超越晚熟親本之植株分離，此種超越分離 (transgressive segregation) 表示稻之抽穗期除受主效基因 (major gene) 之支配外，可能尙受其他具修飾作用之微效基因 (minor gene) 所影響。

又由表 2 可知，各 F_2 集團均明顯地分離成早熟與晚熟等兩羣，且各集團早晚熟兩羣之個體數恰成 3 早熟性：1 晚熟性之單性雜種分離，此即早熟性各受一對顯性基因所支配。

二、早晚熟稻雜交組合米粒蛋白質含量之變異

由表 3 知，三早熟親本 BB-11-5-8-6、BI-1-4-11 及 BI-14-4-2-6 之蛋白質含量較高，均爲

表 2. F_2 暨親本抽穗期之分佈及分離情形

Table 2. Distribution and segregation of heading date in F_2s and their parents

組合 Crosses	抽穗期 Heading date: April 13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	May 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	總數 Total	分離比 Segr. rate	X^2
4-58-3 (P_1)																												1	2	8	9	18	9	5							52		
F_2 ($P_1 \times P_2$)															1	1	2	3	3	11	15	5	18	20	9	7	6	9	4	2	3	8	3	7	4	6	4	0	3	6	160	3 : 1	0.408 ns
																							116												44								
BB-11-5-8-6 (P_2)																					29	13	7	7	1	2															59		
4-58-3 (P_1)																												1	2	8	9	18	9	5							52	3 : 1	
F_2 ($P_1 \times P_2$)	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	3	4	2	4	4	10	3	13	16	21	26	20	6	1	0	0	1	1	12	14	10	3	2							181		0.090 ns
												138																			43												
BI-1-4-11 (P_2)																					11	19	11	8	6	1	0	2													52		
4-58-3 (P_1)																												1	2	8	9	18	9	5							52		
F_2 ($P_1 \times P_2$)				1	0	0	0	0	1	0	3	2	2	3	17	9	7	6	19	23	17	21	8	1	2	0	4	3	8	18	5	5									185	3 : 1	0.218 ns
														142																43													
BI-14-4-2-6 (P2)																				7	24	16	3	3	1	1															55		
40-20-56(P_1)																														5	12	15	7	6	3						48	3 : 1	
F_2 ($P_1 \times P_2$)		1	0	0	0	0	0	2	1	2	1	4	6	3	6	5	13	10	18	26	16	15	14	2	3	0	0	2	4	13	14	4									185		2.207 ns
												148																		37													
BI-1-4-11 (P_2)																					11	19	11	8	6	1	0	2													58		
40-20-5-6 (P_1)																														5	12	12	7	6	3						48		
F_2 ($P_1 \times P_2$)								1	0	0	1	1	3	0	7	2	7	15	12	25	20	21	15	7	1	0	0	1	1	13	7	21	1	2	1						185	3 : 1	0.002 ns
															138																47												
BI-14-4-2-6 (P_2)																				7	24	16	3	3	1	1															55		

$X_1^2\ {}_{0.05}=3.841$ $X_1^2\ {}_{0.01}=6.635$

表 3. 親本暨雜交組合之蛋白質及其他農藝性狀平均值及變域之比較

Table 3. A comparison of means and ranges of percent protein and other agronomic characters among parental varieties and their F_2s of early × late crosses

親本暨組合 Parents and crosses	蛋白質含量 protein content (%)		株高 Plant height (cm)		穗數 Panicle number		穗長 Panicle length (cm)		穗重 Panicle weight (g)		結實率 seed setting (%)		千粒重 1,000 kernel weight (g)	
	平均 mean	變域 range	平均 mean	變域 range	平均 mean	變域 range	平均 mean	變域 range	平均 mean	變域 range	平均 mean	變域 range	平均 mean	變域 range
4-68-3	a 8.4±0.1	7.4- 9.1	a 116.3±0.8	108-124	a 14.3±0.5	8-20	a 21.8±0.2	20.4-24.2	a 3.1±0.1	2.2-3.6	a 77.3±0.7	63-85	a 28.1±0.2	25.5-29.5
F_2	a 8.5±0.1	7.1-10.1	b 108.0±0.9	83-127	b 17.4±0.5	4-31	b 19.7±0.2	15.8-26.3	b 2.1±0.1	1.1-4.4	b 87.4±0.6	65-96	a 27.9±0.1	22.5-31.6
BB-11-5-8-6	b 9.6±0.1	8.7-10.4	b 110.8±0.7	102-118	b 17.5±0.7	12-23	b 19.8±0.2	18.0-21.3	b 2.0±0.1	1.2-3.0	b 83.9±1.3	61-96	a 28.0±0.2	24.5-29.6
4-58-3	a 8.4±0.1	7.4- 9.1	a 116.3±0.8	108-124	a 14.3±0.5	8-20	a 21.8±0.2	20.4-24.2	a 3.1±0.1	2.2-3.6	a 77.3±0.7	63-85	a 28.1±0.2	25.5-29.5
F_2	a 8.6±0.1	7.4-10.3	b 105.0±0.8	85-118	b 16.7±0.4	3-23	b 19.6±0.2	15.5-23.4	b 1.9±0.1	1.1-3.7	a 73.8±1.4	30-95	b 27.4±0.2	24.7-30.7
BI-1-4-11	b 9.6±0.1	8.8-10.9	b 106.5±0.8	98-117	ab15.6±0.6	9-23	b 19.5±0.2	7.5-21.71	b 2.2±0.1	1.2-2.7	b 89.6±0.7	82-97	a 28.1±0.2	23.0-30.1
4-58-3	a 8.4±0.1	7.4- 9.1	a 116.3±0.8	108-124	a 14.3±0.5	8-20	a 21.8±0.2	20.4-24.2	a 3.1±0.1	2.2-3.6	a 77.3±0.7	63-85	a 28.1±0.2	25.5-29.5
F_2	b 8.7±0.1	7.4-10.7	b 103.7±1.0	82-121	b 16.0±0.3	10-21	b 20.4±0.3	15.8-24.7	b 2.2±0.1	1.1-3.3	b 74.1±0.9	45-95	b 27.3±0.1	23.1-29.1
BI-14-4-2-6	c 9.6±0.1	8.6-10.7	b 105.7±0.6	97-116	b 16.2±0.4	12-21	c 19.1±0.2	17.1-21.1	c 1.9±0.1	1.1-3.0	c 84.3±1.2	58-96	b 27.2±0.3	22.1-29.7
40-20-5-6	a 7.8±0.1	7.2- 9.1	a 112.9±0.7	103-119	a 14.4±0.6	7-24	a 22.1±0.2	18.3-24.5	a 2.7±0.1	1.7-3.4	a 77.7±0.7	66-89	a 27.7±0.2	24.8-29.8
F_2	b 8.9±0.1	6.9-10.1	b 106.1±0.7	85-125	b 18.2±0.4	9-30	b 20.2±0.2	16.4-25.8	b 1.7±0.1	0.9-3.4	b 57.8±1.5	28-96	b 29.1±0.2	21.9-35.7
BI-1-4-11	b 9.6±0.1	8.8-10.9	b 106.5±0.8	98-117	a 15.6±0.6	9-23	b 19.5±0.2	17.5-21.7	c 2.2±0.1	1.2-2.7	c 89.6±0.7	82-97	a 28.1±0.2	23.0-30.1
40-20-5-6	a 7.8±0.1	7.2- 9.1	a 112.9±0.7	103-119	a 14.4±0.6	7-24	a 22.1±0.2	18.3-24.5	a 2.7±0.1	1.7-3.4	a 77.7±0.7	66-89	a 27.7±0.2	24.8-29.8
F_2	b 8.3±0.1	7.1-10.9	b 106.6±0.7	85-120	b 16.7±0.3	8-27	b 19.9±0.2	15.2-24.7	b 2.0±0.1	0.8-3.3	a 79.2±0.7	49-96	a 28.1±0.1	23.4-32.1
BI-14-4-2-6	c 9.6±0.1	8.6-10.7	b 105.7±0.7	100-116	ab16.2±0.4	12-21	c 19.1±0.2	17.1-21.1	b 1.9±0.1	1.1-3.0	b 84.3±1.2	58-96	a 27.2±0.3	22.1-29.7

註：平均值所附字母相同時表顯著水準 1% 時無差異。Note: Means followed by the same letter are not significantly different at 1% level.

9.6%；兩晚熟親本中，以4-58-3較高，爲8.4%，另一晚熟親本40-20-5-6則頗低，僅7.8%。

就米粒蛋白質含量之變異係數而言，各親本頗爲相近，表示親本之各觀測值的變異大體一致。而各組合之變異係數皆較兩親者爲大，表示 F_2 之變異除部分可能受環境之影響外，大部份應屬遺傳基因之分離與重組的變異所致，且各 F_2 組合之變異係數亦大體一致，表示各組合間個體之遺傳及環境變異頗爲相似。

次就 F_2 集團之米粒蛋白質含量平均（表3）之觀察知，F_2 集團米粒蛋白質之平均或與低蛋白親本間無顯著差異存在，或雖與各該親本之平均值皆有極顯著之差異，但概較兩親之中間值爲低。似表示在本早晚熟稻間之雜交組合中，蛋白質含量低者對高者或爲顯性，或爲部分顯性。

三、株高及產量性狀之變異

就晚熟品系（4-58-3 及 40-20-5-6）與早熟品系(BB-11-5-6、BI-1-4-11 及 BI-14-4-2-6)各性狀之平均值而言，晚熟品系有植株較高、穗長且重及結實率較低之傾向（表3）。而變異係數估算的結果，早晚熟品系間各性狀之變異性尚稱一致，並皆以穗數及穗重之變異係數最大。次就各 F_2 集團各性狀之平均值觀之，僅 4-58-3×BI-1-4-11 組合之千粒重，4-58-3×BI-14-4-2-6 組合之穗長、穗重及結實率等三性狀，40-20-5-6×BI-1-4-11 組合之穗數、穗重、結實率及千粒重等四性狀及 40-20-5-6×BI-14-4-2-6 組合之穗長與各該組合之兩親有顯著之差異存在外，餘者概與其中之一親本相近（表3）。而各 F_2 集團諸性狀之變異係數的趨勢亦類其各親本，也以穗數及穗重之變異性最大，且各 F_2 集團諸性狀之變異亦概較其兩親本各該性狀之變異爲大。再就變域觀察，4-58-3×BB-11-5-8-6 組合除結實率外，其他各性狀皆有向正負二方向超越雙親之變異；4-58-3×BI-1-4-11 組合則除千粒重向正方向超越雙親外，其餘各性狀則概向負方向超越雙親而變異；其他三組合之各性狀或向正負兩向變異或正向或負向或其變異不超越兩親（表3）。

四、早熟性與米粒蛋白質含量之關係

爲明瞭雜交集團內早熟性與米粒蛋白質含量之關係，乃將五個雜交組合之米粒蛋白質含量之變異按表2之標準分爲早熟及晚熟兩羣。由表4平均值及兩羣平均值差異之顯著性 t 測驗知，各組合內早熟羣之米粒蛋白質平均含量一般較晚熟羣者爲高，僅 4-58-3×BI-1-4-11 組合中之早晚兩羣的含量差異未達顯著水準。又由表5知，除 4-58-3×BI-1-4-11 組合外，其餘各組合之早熟性與米粒蛋白質間的表現型相關皆爲極顯著之負相關；遺傳相關則各組合皆爲負值其中除 4-58-3×BI-1-4-11僅達5%之顯著水準外，其餘各組合則皆達1%之極顯著水準。此結果進一步證實前人研究之可信性，即成熟期愈早米粒之蛋白質含量也愈高。

五、米粒蛋白質含量與各農藝性間之相關

米粒蛋白質含量之化學定量耗時費工，爲高蛋白稻品種育成時所遭遇的困難之一。因之，若能找到與蛋白質有關之性狀以爲選拔之指標，則選拔工作之進行速度可大爲提高。而此種間接選拔指標之獲得，則有賴米粒蛋白質含量與其他性狀間相關關係之究明。故本研究乃用變方及變積分析法，分別估算各 F_2 集團蛋白質含量與其他性狀間之表現型相關、遺傳相關及環境相關，以供選拔之參考，茲將估算結果分別示之於表5及圖1。

綜覽表5可知：各組合之米粒蛋白質含量與各性狀間之遺傳相關值遠較環境相關值爲大；而表現型相關值則介於此兩者之間，又蛋白質含量與其他性狀概呈負相關，而顯著與否則視組合之不同而異。蛋白質含量與株高間之表現型相關及遺傳相關均呈負值，其相關值除 4-58-3×BI-14-4-2-6 組合未達顯著水準外，其他四組合者概達顯著之基準。此結果與 Tanaka and Takagi(1970)，Harn *et al.* (1973)，Hillerislambers *et al.* (1976)，Higashi and Kushibuchi (1976) 等的報告一致，顯示矮稻之蛋白質含量有較高之傾向。蛋白質含量與穗數間之遺傳相關則因雜交組合之不同而有不同之表現。在五個雜交組合中有 4-58-3×BB-11-5-8-6、4-58-3×BI-1-4-11 及 4-58-3×BI-14-4-2-6 等三個組合呈顯著之正相關關係；而 40-20-5-6×BI-1-4-11 組合則呈極顯著之負相關關係。

表 4. F_2 分離族羣早晚熟性之蛋白質含量差異

Table 4. Difference in protein content between early and late groups in the segregating F_2 populations of the rice crosses.

組 合 Crosses	早或晚熟羣 Early or late group	蛋白質 Protein content (%)										總數 Total No. of plant	蛋白質含量平均 Mean % protein	t-値 t-value
		6.5	7.0	7.5	8.0	8.5	9.0	9.5	10.0	10.5	11.0			
4-58-3	Early				4	16	23	15	5	1		64	8.75±0.06	5.4031**
×														
BB-11-5-8-6	Late			5	9	8	9	1				32	8.12±0.10	
4-58-3	Early				2	11	18	6	3	1		42	8.71±0.08	1.2167 ns
×														
BI-1-4-11	Late			1	5	10	10	7	1			33	8.55±0.10	
4-58-3	Early				3	5	13	11	3	4	2	41	9.01±0.12	4.1055**
×														
BI-14-4-2-6	Late			2	6	15	10	5				38	8.40±0.08	
40-20-5-6	Early				1	6	19	18	17			63	9.12±0.08	2.9298**
×														
BI-1-4-11	Late		1	1	4	9	6	10	3	2		34	8.69±0.06	
40-20-5-6	Early			4	9	35	19	8	1	1	1	78	8.47±0.07	4.5895**
×														
BI-14-4-2-6	Late			16	19	5	2	2	1	1		42	7.89±0.10	

** 1%之顯著水準。Significant at 1% level * 5%之顯著水準。Significant at 5% level

表 5. 早晚熟雜交組合之蛋白質含量與其他 7 個性狀間之表現型 (r_P)，遺傳型 (r_G) 及環境 (r_E) 相關

Table 5. Phenotypic (r_P), genotypic (r_G) and environmental (r_E) correlations among protein content and other 7 characters of early×late crosses.

組合 Crosses	相關係數 Correlation coefficient	蛋白質含量 Protein content with						
		抽穗期 Days to heading	株高 Plant height	穗數 Panicle number	穗長 Panicle length	穗重 Panicle weight	結實率 % seed setting	千粒重 1,000 kernel weight
4-58-3	r_P	−0.60**	−0.53**	0.06	−0.53**	−0.47**	−0.08	−0.18
×	r_G	−0.87**	−1.00**	0.25*	−0.96**	−0.80**	0.39**	−0.21*
BB-11-5-8-6	r_E	−0.14	0.22	−0.16	0.21*	−0.08	−0.17	−0.16
4-58-3	r_P	−0.17	−0.10	0.07	−0.01	−0.30**	−0.40*	−0.47**
×	r_G	−0.27*	−0.32**	0.25*	−0.02	−1.00**	−0.65**	−0.60**
BI-1-4-11	r_E	−0.08	0.08	−0.01	0.01	−0.08	−0.21	−0.41**
4-58-3	r_P	−0.47**	−0.12	0.14	−0.33**	−0.47**	−0.35**	−0.55**
×	r_G	−0.69**	−0.22	0.94**	−0.62**	−0.84**	−0.54**	−1.00**
BI-14-4-2-6	r_E	−0.2 *	0.00	−0.12	0.06	−0.19	−0.18	−0.25*
40-20-5-6	r_P	−0.29**	−0.38**	−0.19	−0.22	−0.73*	−0.67**	0.16
×	r_G	−0.39**	−0.71**	−0.69**	−0.35**	−1.00**	−0.93**	0.43**
BI-1-4-11	r_E	−0.07	0.05	−0.06	−0.01	−0.01	0.02	−0.14
40-20-5-6	r_P	−0.38**	−0.37**	−0.08	−0.29**	−0.34**	−0.12	−0.34**
×	r_G	−0.54**	−0.63**	0.07	−0.57**	−0.60**	−0.20**	−0.57**
BI-14-4-2-6	r_E	−0.25*	−0.03	−0.16	0.04	−0.11	−0.05	−0.08

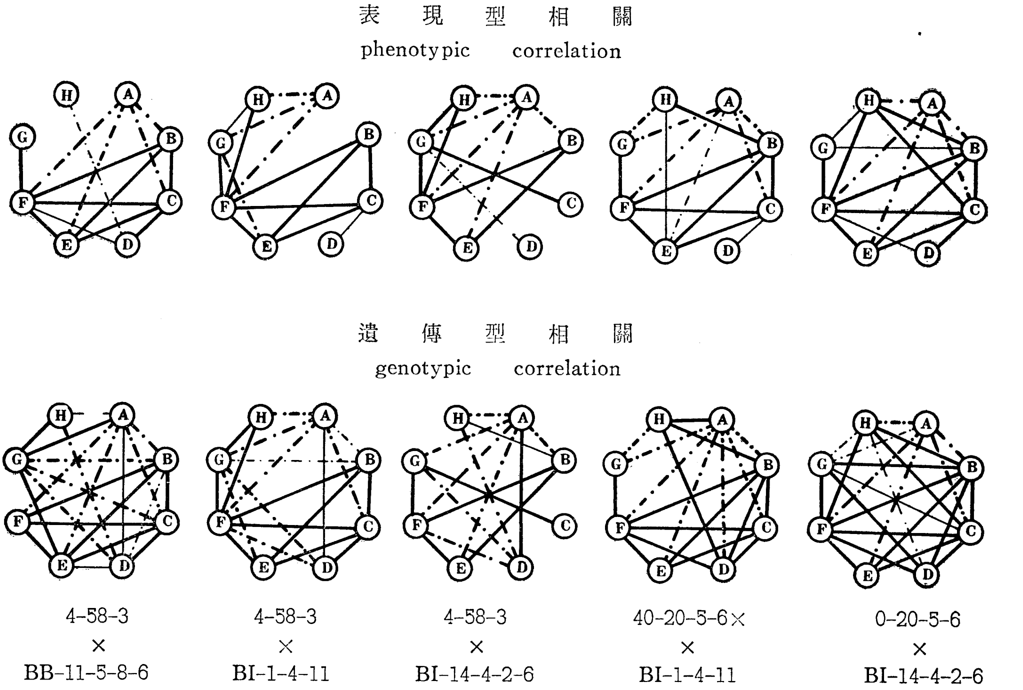

圖 1. 早晚熟雜交組合各性狀間之表現型 (rP) 及遺傳型 (rG) 相關。A：蛋白質； B：抽穗期；C：株高；D：穗數； E：穗長； F：穗重； G：結實率； H：千粒重.

1 %顯著水準之正相關 Positive correlation, signifianct at 1% level

1 %顯著水準之負相關 Negative correlation, significant at 1% level

5 %顯著水準之正相關 Positive correlation, significant at 5% level

5 %顯著水準之負相關 Negative correlation, significant at 5% level

Fig. 1. Phenotypic (rP) and genotypic (rG) correlations among eight characters in the F_2 populations of early×late crosses. A : protein ; B : heading date ; C : plant height ; D : panicle number ; E : panicle length ; F : panicle weight ; G : percent seed setting ; H : 1,000 kernel weight

蛋白質含量與穗長間之表現型相關及遺傳相關除 4-58-3×BI-1-4-11 組合未達顯著水準外，其餘四組合均爲極顯著之負相關。各組合之米粒蛋白質含量與穗重、結實率及千粒重等三性狀間表現型相關之負相關關係概極顯著，而與 Hsieh (1975) 及 Hsieh and Brunner (1976) 等的研究結果相同。

六、各農藝性狀間之相關

茲將各組合諸農藝性間之表現型相關及遺傳型相關示於圖1。由圖可知：抽穗期與株高間之關係除 4-58-3×BI-14-4-2-6 組合外，其他各組合之表現型相關皆呈極顯著之正相關，抽穗期與穗數之關係則似爲獨立。抽穗期與穗長及穗重則呈極顯著之正相關關係，此表示抽穗期愈晚者穗愈長、愈重。

就株高與其他性狀之關係而言，除 4-58-3×BI-14-4-2-6 組合外，其他各組合株高與穗長、穗數及穗重等三性狀概呈極顯著之正相關，表示太矮品種之育成可能導致穗數、穗長及穗重之低減而致產量之低降。穗數與穗長間之關係則似爲獨立。穗長與穗重及穗重與結實率皆呈極顯著的正相關，表示穗愈長則穗重，穗重者結實率也愈佳。

表 6. 早晚熟品系間雜交集團之遺傳變方（V_G），遺傳率（h^2）及有效因子數（R）

Table 6. Genetic variance (V_G), heritability (h^2) and number of effective genes (R) estimated from F_2 populations of the crosses between early and late lines.

(a)

組合 Crosses	蛋白質 % protein			抽穗期 Heading date			株高 Plant height			穗數 Panicle number		
	V_G	h^2	R	V_G	h^2	R	V_G	h^2	R	V_G	h^2	R
4-58-3× BB-11-5-8-6	0.175	0.45**	1.04	39.98	0.96**	0.26	67.85	0.81**	0.05	16.73	0.62**	0.07
4-58-3× BI-1-4-11	0.10	0.31	1.74	23.14	0.93**	0.34	33.97	0.63**	0.35	3.77	0.31	0.05
4-58-3× BI-14-4-2-6	0.22	0.40	0.78	24.91	0.95**	0.42	56.66	0.79**	0.24	0.95	0.15	0.48
40-20-5-6× BI-1-4-11	0.24	0.56**	1.78	22.93	0.92**	0.41	24.05	0.57**	0.21	0.99	0.08	0.18
40-20-5-6× BI-14-4-2-6	0.21	0.42*	1.98	27.65	0.95**	0.45	40.46	0.74**	0.16	2.00	0.20	0.20

(b)

Crosses	穗長 Panicle length			穗重 Panicle weight			結實率 % seed setting			千粒重 1,000 grain weight		
	V_G	h^2	R	V_G	h^2	R	V_G	h^2	R	V_G	h^2	R
4-58-3× BB-11-5-8-6	4.92	0.84**	0.10	0.28	0.64**	0.54	0.00	0.00	0.00	0.82	0.46**	0.00
4-58-3× BI-1-4-11	3.29	0.76**	0.20	0.00	0.00	0.00	125.25	0.90**	0.09	0.58	0.03	0.00
4 58-3 ×BI-14-4-2-6	4.35	0.80**	0.22	0.14	0.45*	1.17	37.23	0.56**	0.08	0.00	0.00	0.00
40-20-5-6 ×BI-1-4-11	2.75	0.67**	0.29	0.09	0.23	0.42	205.75	0.93**	0.05	1.57	0.48**	0.01
40--20-5-6 ×BI-14-4-2-6	3.38	0.70**	0.33	0.20	0.53**	0.40	35.83	0.55	0.08	0.00	0.00	0.00

七、蛋白質與各農藝性狀之遺傳變方、遺傳率及有效基因對數

按 Lush (1945) 廣義遺傳率的計算方法，求各組合諸性狀之遺傳變方及遺傳率，且以 Nei (1956) 之理論行遺傳率之顯著性測定，並利用 Castle-Wright (1921) 之公式導出控制各該性狀之有效基因對數，玆將估算結果列於表6。由表6可知：就各組合之同一性狀言，遺傳變方與遺傳率之變異趨勢一致，即遺傳變方大者遺傳率亦較高，反之，遺傳率低者遺傳變方亦較小，但就各組合之內各性狀言，則兩者無一致之傾向。一般而言，抽穗期、株高、穗長及結實率（除 4-58-3×BB-11-5-8-6 外）等四個性狀之遺傳變方概較大，各介於 22.95～39.98、24.05～67.85、2.75～4.92 及 35.83～205.75 之間，其遺傳率亦較大，各介於 0.92～0.96、0.57～0.81、0.67～0.84 及 0.55～0.93 之間，而均達極顯著之水準，如結果表示此等性狀之早期選拔效果頗爲可靠。蛋白質含量、穗重及千粒重之遺傳變方較小，各介於 0.10～0.24、0.09～0.28 及 0.58～1.57 之間，其遺傳率均較上述四個性狀爲小，各爲 0.31～0.56、0.23～0.64 及 0.30～0.48，其顯著與否則視組合之不同而異，此即表示此三性狀之早期選拔效果較小。穗數之遺傳變方與遺傳率因雜交組合而不同，除 4-58-3×BB-11-5-8-6 組合達極顯著水準外，餘者概不顯著，故該四組合之早期選拔應屬無效。

所估算之蛋白質含量之有效基因對數爲1～2對，抽穗期則爲 0.26～0.45，而與表2所示抽穗期爲1對基因控制之結果不同，可能原因當爲 F_2 變異太大之故。除 4-58-3×BI-14-4-2-6 組合穗重之有效基因數爲1對外，其他各組合各性狀之有效基因數均在1對以下，此可能爲雙親各性狀之差異不大之故。

討　　論

作物之種種性狀概受多數遺傳基因之支配，品種間之雜種後裔常呈連續變異。本試驗之材料僅早熟遺傳基因團 (E-gene block) 有差異外，其遺傳背景 (genetic background) 均屬相同。今在同樣條件下進行比較試驗結果發現：早熟品系一般概較晚熟品系約早10天抽穗，故可認定早熟基因團可提早抽穗期10天。又晚熟品系有植株較高，結實率低下及穗長且重之傾向，但據諸組合各性狀間相關係數之估算知，各組合中抽穗期僅與穗長及穗重兩性呈極顯著之正相關。故早熟因子似對穗長及穗重等兩性狀發生多效作用而減少其大小。此推論則與蔡 (1971) 之早熟因子對株高及穗長發生多效作用而減小其大小的結果不大一致。

一般研究顯示，早熟稻品種之米粒有蛋白質含量較高之傾向 [12,14,24,35,36,40]。因之，導致早熟稻品種抽穗開花提早的早熟因子與米粒蛋白質含量關係之探討，乃爲頗具饒趣的問題。本試驗使用上述早熟 isogenic 品系爲材料，證實各早熟品系之米粒蛋白質含量均較晚熟品系者爲高，且兩晚熟品系間亦有極顯著差異存在。故似可判定 $E^{b(1)}-E^{b(2)}$ 及 $E^{b(1)}-E^{ix(1)}$ 兩基因團（表1），對米粒粒蛋白質含量有正的效應，而 m^b 基因（表1）對米粒蛋白質含量之負方向影響，又較 m^a（表1）者爲顯著。又數據顯示，諸組合中除 4-58-3×BI-1-4-11 組合外，早熟羣之蛋白質平均含量均較晚熟羣者爲高（表4），且各組合中亦僅該組合之米粒蛋白質含量與抽穗期之負相關關係未達顯著水準（表5及圖1）。似此，4-58-3×BI-1-4-11 及 4-58-3×BI-14-4-2-6 兩組合同爲 $m^a \times E^{b(1)}-E^{ix(1)}$ 之基因組合，但兩者之表現却不一致，如果此結果表示在 4-58-3×BI-1-4-11 組合中有關之遺傳基因曾發生互換，則我們可據此判定，高蛋白質含量不可能爲早熟因子羣之多效性效應，而可能係控制米粒蛋白質含量的基因與早熟因子間具有連鎖之現象。此推論恰與 Tanaka (1973) 之早熟性與高蛋白含量可能爲因子多效性之效果的擬說不一致。

米粒蛋白質含量之化學定量耗時費工，故其與其他性狀間相關關係之究明，則有助於選拔之進行。本試驗估算米粒蛋白質含量與其他性狀間之相關性獲知米粒蛋白質含量與抽穗期間概呈極顯著之負相關，意即抽穗期愈早者，其米粒蛋白質含量也愈高。此結果恰和多數學者之研究報告一致 [24,35,36]。而據 Ishizuka and Tanaka (1969) 指出，在同一栽培條件下，不論品種熟性之早晚，稻株

莖葉中之氮含量均隨生長日數之增加而相對遞減，又莖葉中之氮素對米粒之蛋白質含量有正的效應 (25,27,2833,,39)。似此，早熟品種在莖葉等營養器官高氮素含量下，進行幼穗分化，抽穗開花而充實，如莖葉氮素之轉運不發生問題，則其米粒之蛋白質含量當較晚熟品種爲高。由此生理方面之綜合推論，似足以說明抽穗期與米粒蛋白質含量之負相關關係。

謝 (1975)，Tanaka and Takagi (1970)，Harn *et al.* (1973)，Juliano *et al.* (1972 b) 分別指出，結實率、千粒重（或百粒重、單粒重）、株高、穗數及穗長等性狀與米粒之蛋白質含量概呈顯著之負相關。本試驗綜合早晚熟間等五個雜交集團之米粒蛋白質含量與其他性狀間之相關關係言，其或爲顯著或爲極顯著之負相關，雖略有組合間之差異，但大致與上述學者之結果相一致。

綜觀謝 (1975)，Tanaka and Takagi (1970)，Harn *et al.* (1973) 及本試驗之結果顯示，米粒蛋白質含量概與產量構成性狀呈負相關之關係，亦即與谷產量呈顯著負相關 (16,26,29)。而 Taira *et al.* (1975) 剪除稻穗之一次枝梗發現米粒千粒重無顯著變異，但子實之蛋白質含量則顯著增加；而穀粒中之澱粉則與蛋白質互爲消長 (21)。似此，低產量之水稻，其蛋白質含量之所以較高，可能導因於蛋白質的來源 (source) 不變，但因貯藏器官 (sink) 較小，致使子實有較多量之蛋白質累積之故。

關於稻米蛋白質含量之遺傳率，不僅因研究者而有所不同，也視雜交組合而有所差異。本研究中發現，早晚熟性間雜交組合之米粒蛋白質含量的遺傳率介於 0.31～0.45 之間，略低於 Bollich and Webb (1968) 及楊 (1973) 之研究結果。而與 Hillerislambers *et al* (1973) Higashi and Kushibuchi (1976) 之結果類似。當遺傳率低時，則可藉適當之環境控制，以減低試驗誤差 (41)，以謀遺傳率值之提高俾便理想因子型得表現其潛能。而據郭 (1976) 之歸納論證知，氮肥用量與施用時期、農用藥劑的施用與否、栽培季節年代地區、水分管理、栽培密度及收獲時期等因子皆顯著影響到米粒蛋白質含量，爲儘可能消除試驗誤差，合理精確的經營一切人爲可控制之因子，配合完善的試驗設計，則可得較正確之試驗情報。

綜合本試驗之結果，認爲早晚熟性間之雜交組合，雖米粒蛋白質含量之變異較小，遺傳率亦較低，但抽穗期與米粒蛋白質含量及其他性狀間之相關關係；以及米粒蛋白質含量與其他性狀間之相關關係並不絕對一致，暗示控制米粒蛋白質含量之基因與控制抽穗期之基因間互能具連鎖關係因子非多效性之結果，表示早熟豐產良質稻品種之育成頗有可能。

誌謝：本試驗承蒙國立中興大學蔡國海博士之慨贈早熟 isogenic 水稻材料，白鏹博士及曾富博士於論文撰寫期間寶貴意見之提供與本所張德梅小姐及宋素英小姐之熱心協助方能順利完成，謹誌謝忱。

參考文獻

1. 郭益全。1976。環境對米粒蛋白質含量之影響。農藝彙報 1：1～4。
2. 萬 雄、呂宗佳、鄭心嫻、鄭懷斌。1974。玉米蛋白質品質之改良。雜作簡報 ：277～285。
3. 楊秋忠。1973。水稻米粒蛋白質及其他數量性狀之遺傳研究。國立中興大學碩士論文。
4. 蔡國海。1971。水稻品種臺中 65 號與大同在來等早熟品系間雜種抽穗期等性狀之遺傳研究。中華農學會報 新 74: 7～18。
5. 謝順景。1975。水稻蛋白質含量變異之研究。中華農學會報 新 89:10～16。
6. Athwal, D. S. 1972. IRRI's current research program. Rice, Science and Man. 49-52. IRRI. Los Banos, Philippines.
7. Beachell, H . M., G. S. Khush and B. O. Juliano. 1972. Breeding for high protein content in rice. Rice Breeding 416-428 IRRI. Los Banos, Philippines.
8. Bollich, C. H. and B. D. Webb. 1968. The inheritance of protein in a rice cross. Agron. Abst. Madison. 4.

9. Cagampang, G. B. , L. J. Cruz, S. G. Espiritu, R. G. Santiago and B. O. Juliano. 1966. Studies on the extraction and composition of rice protein. Cereal Chem. 43 : 145-155.

10. Eggum, B. O. 1973. Biological availability of amino acid constituents in grain protein. Nuclear Techniques for Seed Protein Improvement. Proceedings of a Research Co-ordination Meeting. : 391-480. Neuherberg. IAEA, Vienna.

11. Gomez, K. A. and S. K. De Datta. 1975. Influence of environment on protein content of rice. Agron. J. 67 : 565-568

12. Harn, C. , J. L. Won, C. K. Park and J. Y. Yoo. 1973. Mutation breeding for improvement of rice protein. Nuclear Techniques for Seed Protein Improvement. Proceedings of a Research Coodination Meeting. : 115-137. Neuherberg, IAEA, Vienna.

13. Higashi, T. and K. Kushibuchi. 1976. Studies on breeding for high protein rice. II. Inheritance of the high protein property in a Japonica rice cross. Japan J. Breeding 26 : 17-24.

14. Hillerislambers, D., J. N. Rutger, C. O. Qualset and W. J. Wiser. 1973. Genetic and environmental variation in protein content of rice. Euphytica 22 : 264-273.

15. Hsieh, S. C and H. Brunner. 1976. Variability in protein content of rice. SABRAO J. 8(2):165-171.

16. IRRI (Int. Rice Res. Inst). Annual report. 1963 : 153 ; 1966 : 57 ; 1967 : 56 ; 1969 : 32, 39 ; 1970 : 13, 205 ; 1973 : 35, 41. Los Banos, Philippines.

17. Ishizuka, Y. and A. Tanaka. 1969. Nutrio-physiology of the Rice. Plant. Tokyo : Yokendo. Rev. ed. 364pp.

18. Johnson, V. A. , P. J. Mattern and J. W. Schmidt . 1972. Wheat protein improvement. Rice Breeding : 407-418. IRRI. Los Banos, Philippines.

19. Johnson, V. A. and C. L. Lay. 1974. Genetic improvement of plant protein. J. Agr. Food Chem. 22 : 558-566.

20. Juliano, B. O., C. C. Igracic, V. M. Panganiban and C. M. Perez. 1968. Screening for high protein rice varieties. Cereal Sci. Today 13 : 299-301.

21. Juliano, B. O. 1972. Physicochemical properties of starch and protein in relation to grain quality and Value rice. Rice Breeding : 389-405. IRRI. Los Banos, Philippines.

22. Juliano, B. O. , C. M. Perez and K. A. Gomez. 1972b. Variability in protein content of rice. Philip. J. Biol. 1 : 74-81.

23. Kataoka, K. 1971. Studies on the chemical quality of rice kernel. (III) High protein content mutants induced by ethylenimine treatment. Bull. Faculty Agri. Tamagawa Univ. 11 : 29-40

24. Kido, M. and S. Yanatori. 1965. Histochemical studies of protein accumulating process in rice grain. Proc. Crop Sci. Soc. Japan 34 : 204-290.

25. Matsuzaki, A., S. Matsushima and T. Tomita. 1973. Analysis of yield-determining process and application to yield prediction and culture improvement of lowland rice. CXIII. Effect of the nitrogen top-dressing at the full heading stage on kernel qualities. Proc. Crop Sci. Soc. Japan 42 : 54-62.

26. Mohan Rao, P. K. and S. C. Quah. 1973. Variability of grain protein content within rice variety IR8. SABRAO Newsletter 5 : 111-116.

27. Murayama, N. 1967. The influence of mineral nutrition on the characteristics of plant organ. The mineral nutrition of the rice plant. : 147-172. IRRI.

28. Nagato, K., M. Ebata and M. Ishikawa. 1972. Protein content of developing and mature rice grain. Proc. Crop Sci. Soc. Japan 41 : 472-479.

29. Patrick, R. M. and F. H. Hoskins. 1974. Protein and amino acid content of rice as affected by

application of nitrogen fertilizer. Cereal Chem 57. : 84-95.

30. Pomeranz. Y. , G. S. Robbins, R. T. Smith, J. C. Craddock, J. T. Gilbertson and J. G. Moseman. 1976. Protein content and amino acid of barely from the World Collection. Cereal Chem. 53 : 242-249.

31. Swaminathan, M. S., M. S. Naik, A. K. Kaul and A. Austin. 1970. Choice of strategy for the genetic upgrading of protein properties in cereal, millets and pulses. Improving plant proteinby nuclear techniques. Proceedings of a Symposum : 165-183, IAEA, Vienna.

32. Taira, H., K. Hoshikawa and H. Taira. 1972. Protein content of brown rice of dwarf lowland variety. Proc. Crop Sci. Soc. Japan 41 : 155-159.

33. Taira, H., H. Taira, A. Matsuzaki and S. Matsushima. 1975. Effect of primary rachis branch cutting on chemical composition of lowland brown rice. Proc. Crop Sci. Soc. Japan 44 : 35-43.

34. Tanaka, S. and S. Tamura, 1968. A short report on gamma ray induced rice mutants having high protein content. Japan Agri. Res. Quarterly 3 : 1-4.

35. Tanaka, S. and Y. Takagi. 1970. Protein content of rice mutants. Improving plant protein by nuclear techniques. Proceedings of a Symposium : 55-62, IAEA, Vienna.

36. Tanaka, S. 1971. Radiation-induced rice mutants with high protein content. Rice breeding with induced mutation III. : 183-187. IAEA.

37. Tanaka, S. 1973. Varietal difference in protein content of rice. Nuclear Techniques for Seed Protein Improvement. Proceedings of Research Co-ordination Meeting. : 107-113. Neuherberg, IAEA, Vienna.

38. Vogel, K. P., V. A. Johnson and P. J. Mattern. 1976. Protein and lysine content of grain, endosperm, and bran of wheat from the USDA World Wheat Collection. Crop Sci. 16 : 655-660.

39. Wada, G., S. Shoji and J. Tanahashi. 1973. The fate of fertilizer nitrogen applied to the paddy field and its absorption by rice plant. 4. Distribution of basal and top-dressed nitrogen in rice plant. Proc. Crop. Sci. Soc. Japan 42 : 84-90.

40. Webb, B. D., C. N. Bollich, C. R. Adair and T. H. Johnston. 1968. Characteristic of rice varieties in the USDA Collection. Crop Sci. 8 : 361-365.

41. Wu, H. P. 1968. Studies on the quantitative inheritance of *Oryza sativa* L. I. A diallel analysis of heading time and plant height in F_1 progeny. Bot. Bull. Academia Sinica 9 : 1-9.

Breeding for high protein content in rice

2. Genetical studies on protein content, heading date and other agronomic characters in the cross between early and late maturing *japonica* rices [1]

by I. C. Kuo and S. C. Hsieh

Summary

Various early maturing isogenic lines of rice having the same genetic background were crossed with the late maturing lines, and protein content, days to heading as well as various agronomic characters were studied genetically. The results of the experiment are summarized in the followings:

1. The mean percent protein of early maturing isogenic lines (BB-11-5-8-6, BI-1-4-11 and BI-14-4-2-6) was found to be 9.6% which was 1.8% point higher than that of late maturing line 40-20-5-6 (7.8%). The mean percent protein of the F_2 population was either similar to that of lower-parent or lower than that of mid-parent, indicating that the low percent protein was dominant or partial dominant over the high percent protein.

2. In the F_2s of early and late crosses, early and late plants were segregated into a 3:1 ratio showing that the early heading was controlled by a pair of dominant gene. It was inferred from the appearance of much earlier plants than both parental lines that the modifing genes were involved for heading time, in addition to the major gene. A significant negative correlation between percent protein and days to heading was observed, showing that the earlier the heading time the higher the percent protein.

3. The genetic correlation between various characters tended to be larger than the environmental as well as phenotypic correlations. A significant negative correlation was observed between percent protein and plant height, panicle weight or negatively with panicle number, percent seed setting and 1,000 kernel weight depending on cross combinations.

4. Heritability value of percent protein was estimated to be 0.31-0.56 showing that selection for high protein would be effective. It was estimated further that the number of effective genes for protein content was one to two pairs.

5. In view of the close relation between days to heading and percent protein, it is considered to be relatively easy to select high protein lines by developing the early maturing lines, though its problem of lower grain yield needed to be solved.

---

1. Contribution No. 840 from the Taiwan Agricultural Research Institute.